

El rol de la diversidad funcional en la provisión de múltiples servicios ecosistémicos: Un análisis empírico en el Chaco seco de Córdoba, Argentina central

G. Conti¹, L. Enrico^{1,2}, P. Jaureguiberry¹, A. Cuchietti¹, M.L. Lipoma¹ y D. Cabrol³

(1) Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV- CONICET), Av. Vélez Sársfield 1611, Ciudad Universitaria, Córdoba, Argentina. CC 495, CP X5000ZAA.

(2) Departamento de Diversidad Biológica y Ecología, FCEyN, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina. CC 495, CP X5000ZAA.

(3) Instituto de Humanidades (IDH-CONICET-UNC), Pab. Agustín Tosco, 1er piso - Ciudad Universitaria, Córdoba, Argentina. CP X5000ZAA.

* Autor de correspondencia: G. Conti [georconti@gmail.com]

> Recibido el 31 de agosto de 2017 - Aceptado el 24 de diciembre de 2017

Conti, G., Enrico, L., Jaureguiberry, P., Cuchietti, A., Lipoma, M. L., Cabrol, D. 2018. El rol de la diversidad funcional en la provisión de múltiples servicios ecosistémicos: Un análisis empírico en el Chaco seco de Córdoba, Argentina central. *Ecosistemas* 27(3):60-74. Doi.: 10.7818/ECOS.1491

La relevancia ecológica del estudio de la diversidad funcional (DF) y su relación con los procesos y servicios ecosistémicos (SE) ha sido ampliamente reconocida, dado que resulta ser una herramienta útil para entender cómo las plantas responden ante diferentes cambios ambientales, naturales o antrópicos, y cómo alteran procesos ecosistémicos que determinan la provisión de SE claves. Sin embargo, no existe aún suficiente evidencia empírica de esta relación teórica en ecosistemas forestales bajo manejo antrópico. En este trabajo, usando como ejemplo el bosque Chaqueño seco del centro de Argentina, proponemos cuantificar la provisión conjunta de múltiples SE percibidos y valorados localmente, evaluando y discutiendo distintas medidas de DF como indicadores del efecto del manejo antrópico sobre la provisión de SE. Los resultados muestran una reducción en la provisión de los SE de regulación a medida que aumenta la intensidad de manejo. De los componentes de la DF considerados, principalmente aquellos asociados a la variedad y equitatividad en la distribución de los atributos funcionales, así como a las características estructurales de las comunidades vegetales se vincularon más estrechamente a la provisión conjunta de múltiples SE en estos bosques secos. Articular conceptos de manejo forestal con enfoques de ecología básica es un paso urgente hacia la planificación regional de los recursos, considerando tanto las características propias de los ecosistemas, como los diferentes intereses de los actores sociales involucrados. Este trabajo intenta ser un primer paso en el abordaje metodológico y conceptual de esa discusión.

Palabras claves: actores sociales; diversidad; caracteres funcionales; manejo de la tierra; sistemas forestales; beneficios ecosistémicos

Conti, G., Enrico, L., Jaureguiberry, P., Cuchietti, A., Lipoma, M. L., Cabrol, D. 2018. The role of functional diversity in the provision of multiple ecosystem services: An empirical analysis in the dry Chaco of Córdoba, central Argentina. *Ecosistemas* 27(3):60-74. Doi.: 10.7818/ECOS.1491

The ecological relevance of the study of functional diversity (FD) as a driver of ecosystem processes and ecosystem services (ES) has been widely recognized, since it has been proven to be a useful approach to understand how plants respond to different natural or anthropogenic changes and how they alter ecosystem processes determining the provision of key ES. However, it still lacks of empirical evidence that support this theoretical relationship in forest ecosystems under management. In this work, using as an example the dry Chaco forest of central Argentina, we attempt to quantify the joint provision of multiple ecosystem services locally perceived and valued, evaluating and discussing the use of plant functional indices as proxies of the land use effect over the provision of ES. The results showed a reduction on regulating ES provision towards more intensively managed ecosystems. Within the components of the FD considered, mainly those associated with the variety and evenness on the distribution of the functional attributes and the structural attributes in the plant communities were more closely linked to the joint provision of multiple SEs in these dry forests. Articulating forest management concepts with basic ecology approaches is an urgent step to move towards regional resource planning considering both, the intrinsic ecosystems properties and the differential interests of the social actors involved. This paper tries to be a first step to evaluate the methodological and conceptual approach of this discussion.

Key words: biodiversity; ecosystem benefits; forestry systems; land use management; functional traits; social actors

Introducción

Los ecosistemas naturales y antrópicos proveen diversos beneficios a las sociedades humanas que permiten sostener sus modos de vida, tanto a nivel global como local (MEA 2005). Estos beneficios o servicios ecosistémicos (SE) incluyen tanto servicios de aprovisionamiento, que constituyen aquellos productos que pueden ser usufructuados y manejados directamente por actores sociales con intereses concretos de uso y aprovechamiento (por ej. forraje para el ganado, frutos para consumo personal o para animales, productos medicinales, fauna para consumo, etc.), servicios de regulación y soporte que permiten mantener las condiciones ambientales necesarias para el funcionamiento del sistema dentro de un rango esperable, y de esa manera, permitir la sostenibilidad en la provisión del resto de los servicios ecosistémicos. Los servicios culturales, por otra parte, constituyen aquellos beneficios no materiales que distintos grupos sociales obtienen de los ecosistemas y que les permiten enriquecer su cultura, favorecer su desarrollo cognitivo y alimentan experiencias de enriquecimiento estético y recreativo (MEA 2005).

Los SE pueden ser definidos como tales en la medida que son percibidos y apropiados por uno o varios actores sociales (Quétiér et al. 2007a), y su provisión se sostiene a través de distintos procesos y funciones fundamentales de los ecosistemas. A nivel local, estos procesos ecosistémicos (por ej. ciclado de nutrientes y carbono, captura, pérdida y redistribución hídrica) están íntimamente asociados a las características que presentan las especies vegetales que componen dicho sistema (Costanza et al. 1997; Haines-Young y Potschin 2010). Esto es así dado que las especies vegetales difieren en la magnitud y en la velocidad a la que captan y circulan los recursos disponibles, lo que afecta directamente al funcionamiento del ecosistema y a la respuesta que tengan dichas plantas a cambios naturales o antrópicos (Chapin III 1997; Wardle et al. 2004). Estas diferencias se reflejan en la posesión de características morfo-funcionales distintas (por ej. caracteres funcionales) asociadas al uso de los recursos (por ej., calidad química de las hojas y la broza, ciclo de vida, velocidad de crecimiento, inversión en estructuras de almacenamiento, sostén o estructuras reproductivas). En este contexto, un carácter funcional se define como cualquier característica fisiológica, estructural, comportamental o fenológica que es medible a escala de un individuo y se asocia a la respuesta del mismo al ambiente y/o a su efecto sobre el funcionamiento del ecosistema del que forma parte. A su vez, un atributo funcional corresponde al valor que toma un carácter funcional dado (Violle et al. 2007). Así, la diversidad funcional (DF) se define como el promedio, rango y abundancia relativa de los caracteres funcionales presentes en una comunidad dada (Díaz et al. 2007). En general, los organismos más abundantes de una comunidad tienen más impacto sobre los procesos ecosistémicos que aquellos poco frecuentes (Grime et al. 1997). Por lo tanto, algunos SE se asocian directamente a los caracteres que presentan las plantas dominantes (por ej., la provisión de forraje), mientras que otros dependen de la variedad de caracteres en esa comunidad (Tilman 1999) (por ej. la provisión de plantas para usos domésticos, tintóreos y simbólicos, basada en la variedad de colores, formas y propiedades medicinales).

Existen diversas herramientas que permiten formalizar una relación entre la DF, los procesos ecosistémicos y los SE derivados. Para el caso de las plantas, varios caracteres específicos han sido identificados como predictores de procesos ecosistémicos claves en un amplio rango de condiciones climáticas, usos y tipos de vegetación (por ej. Craine et al. 2002; Wright et al. 2004, 2005; Cornwell et al. 2008). Algunos de estos caracteres incluyen, por ejemplo, la relación entre el tamaño y el peso de la hoja (su área foliar específica), su composición química, su tamaño y dureza, así como la arquitectura del dosel y del sistema radical. La existencia de protocolos de fácil aplicación (por ej. Pérez-Harguindeguy et al. 2013) ha simplificado y estandarizado la medición de estos caracteres. Esto permite el desarrollo de índices de distinta complejidad a nivel

de la comunidad vegetal y posibilita llevar adelante diversos análisis que evalúan el rol de los componentes de la diversidad funcional (valores más frecuentes de los atributos funcionales y variabilidad de atributos dentro de la comunidad) en procesos y SE claves (Díaz et al., 2007; Cadotte 2011; Casanoves et al. 2011; Lavorel et al. 2011; Butterfield y Suding 2013).

Aquellos individuos, grupos, entidades, organizaciones o instituciones con interés directo o indirecto en el manejo de los recursos naturales de una región y, por ende, con incidencia en la provisión de los SE, se denominan actores sociales (AS). Las opciones de uso y manejo que estos AS pueden ejercer sobre los ecosistemas en pos de acceder y maximizar la obtención de SE, determinan que ciertas especies vegetales cambien su abundancia, y con ellas el valor, el rango, la distribución y la abundancia relativa de los caracteres funcionales y modos de usar el recurso de los organismos que lo constituyen (Díaz et al. 2011). Dado que estos AS presentan intereses y capacidades políticas y económicas diferentes, su efecto sobre el funcionamiento de los ecosistemas y de la provisión de SE dependerá del AS involucrado y su estrategia para mantener o incrementar su acceso a los SE que mejoren su bienestar económico y social (Trainor 2006). En este sentido, el concepto de SE ha sido propuesto como un concepto integral a la hora de discutir y analizar el manejo de los sistemas socio-ecológicos. Si bien existen algunas evidencias empíricas de estas relaciones en sistemas naturales, principalmente pastizales (Balvanera et al. 2006; Quétiér et al. 2007b; Lavorel et al. 2011; Duru et al. 2014), en sistemas forestales, las evidencias que subyacen a la relación entre la biodiversidad funcional, el manejo de la tierra y la provisión de servicios ecosistémicos todavía son escasas, a pesar de su gran potencial como herramienta de manejo (pero ver Brown et al. 2013).

En un estudio previo, y en base a una metodología interdisciplinaria, Cáceres et al. (2015) llevaron a cabo una valoración social de los SE percibidos por diferentes actores sociales en los sistemas socio-ecológicos del Chaco seco del centro-oeste de Córdoba, Argentina. Los autores presentaron una lista de 22 grupos de SE que fueron percibidos y valorados diferencialmente por los distintos AS considerados. Los pequeños productores y profesionales técnicos valoraron un gran número de SE, provistos principalmente por los ecosistemas más prístinos de la zona. Los funcionarios y representantes de las agencias de conservación percibieron un número diverso de SE provistos por todos los ecosistemas considerados. Por otro lado, los grandes productores ganaderos y agrícolas, con una mayor capacidad de inversión y por ende, de producir cambios profundos en la dinámica de estos ecosistemas, reconocieron un pequeño número de SE provistos solo por los ecosistemas o más prístinos o más modificados en el área. Como resultado, Cáceres et al. (2015) alertan que la rápida expansión de los agronegocios en la zona puede alterar la provisión de los SE en los que basan sus modos de vida otros grupos de AS representados localmente. En este sentido, las políticas y reglamentaciones en torno al ordenamiento territorial del uso de los recursos naturales, donde se enmarcan las decisiones de manejo, influyen profundamente tanto la composición de especies de las comunidades vegetales, y en consecuencia, la provisión de múltiples SE, así como el acceso de distintos grupos sociales a los SE que les permite mantener su bienestar económico y social. Un ejemplo claro lo constituye la Ley de Ordenamiento Territorial de Bosques Nativos en la Provincia de Córdoba (Ley 9814/2010) cuya aplicación ha tenido consecuencias directas sobre la actividad de los AS locales más vulnerables, limitando, en última instancia, su acceso a SE claves para su reproducción social (Cabrol y Cáceres 2016). Actualmente dicha legislación se encuentra en proceso de rediscusión, por lo que el análisis integral de los SE percibidos y apropiados local y regionalmente por distintos AS adquiere particular relevancia, con el objetivo de establecer y discutir pautas de manejo inclusivas y sostenibles, tanto desde el punto de vista social como ambiental. Un abordaje más sistémico que incluya el análisis conjunto de múltiples SE a la hora de evaluar el manejo y ordenamiento de los ecosistemas permitiría plantear estrategias a largo plazo orientadas no

sólo a la provisión de un producto concreto de interés productivo, sino además a mantener las condiciones ambientales y sociales necesarias para asegurar el funcionamiento del sistema y con ello la provisión de SE de interés.

El bosque chaqueño representa el ecosistema boscoso estacional seco con mayor extensión en Sudamérica, abarcando parte de la superficie de Argentina, Bolivia y Paraguay. En la actualidad, la superficie comprendida por este ecosistema está siendo aceleradamente reducida debido a la expansión de la producción agrícola-ganadera principalmente (Hoyos et al. 2013; Baumann et al. 2017). Las tasas de deforestación estimadas para el bosque Chaqueño se encuentran entre los valores más altos del mundo (Hansen et al. 2013). Para el caso de la provincia de Córdoba, de las ~12 millones de hectáreas existentes a comienzos del siglo XX, quedan tan solo 0.64 millones de hectáreas de bosques remanentes relativamente bien conservados (Cabido y Zak 2010). Esta reducción de la cobertura boscosa ha tenido consecuencias a nivel de los sistemas locales de producción, generando una disminución progresiva de la extracción a gran escala de productos forestales, debido al agotamiento de los bosques y a la caída en el precio del carbón vegetal. Desde la segunda mitad del siglo XX, los campesinos han sido el principal actor social agrario en la zona, centrando sus estrategias de vida en el aprovechamiento del bosque nativo a través de la ganadería extensiva (fundamentalmente caprina) (Hocsman 2003; Silvetti 2010). No obstante, desde hace dos décadas se observa un avance sostenido de la agricultura intensiva (por ej. papa, maíz, soja) y de la ganadería vacuna semi-intensiva, llevada adelante por productores capitalizados (Tapella 2012). Como consecuencia de estos cambios históricos en el uso de la tierra, este paisaje se presenta en la actualidad como un gradiente de tipos de vegetación que incluye a pequeños relictos de bosque conservado inmersos en un mosaico de parches en diferentes etapas sucesionales y bajo distintos usos antrópicos (Hoyos et al. 2013).

En base al marco conceptual interdisciplinario propuesto por Díaz et al. (2011), que propone establecer relaciones entre los componentes de la DF y los SE provistos por distintos usos de la tierra, incluyendo su valoración por parte de los AS con injerencia en el manejo de los recursos, este estudio tiene como objetivo cuantificar, de manera comparativa, la magnitud de los SE percibidos y valorados localmente (en base al trabajo previo de Cáceres et al. 2015) integrándolas con medidas a campo de DF. Específicamente, se propone i) cuantificar la provisión conjunta de múltiples SE percibidos y valorados diferencialmente por los AS involucrados, usando como estudio de caso el noroeste de la provincia de Córdoba; Argentina, y ii) asociar índices de DF a nivel de la comunidad vegetal, basados en caracteres morfo-funcionales de fácil medición, con la provisión de los SE percibidos, con el objetivo de evaluar el rol de distintos componente de la DF de estos bosques secos en proveer múltiples SE. Se espera, además, poder evaluar y discutir potenciales aplicaciones y limitaciones del enfoque funcional como herramienta para la gestión y el manejo multifuncional de los sistemas forestales. Además se espera contribuir al conocimiento, y así aportar evidencia de base ecológica a la discusión del ordenamiento territorial de los recursos forestales del Chaco seco de Córdoba (Argentina), desde una perspectiva de manejo ecológicamente más sustentable y socialmente más equitativa.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio fue llevado a cabo en el oeste de la provincia de Córdoba, Argentina, en el extremo austral y más seco de la Provincia fitogeográfica chaqueña (Cabrera, 1976) (c. 31°15'–31°44' S y 65°16'–65°40' W). El clima es subtropical con una precipitación media anual de 600 mm distribuidos entre la primavera y el verano (Octubre a Marzo) y una temperatura media anual de 18° C. Los suelos son principalmente aridisoles areno-arcillosos (Camborthi-

des típicos) de origen aluvial (Gorgas y Tassile 2003). La vegetación dominante corresponde a un bosque xerófilo abierto dominado por *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Prosopis flexuosa* en el estrato arbóreo. El estrato arbustivo es denso y dominado principalmente por *Mimozyanthus carinatus*, *Acacia gilliesii* y *Larrea divaricata* (Cabido et al. 1992).

Dentro de la zona de estudio se seleccionaron seis tipos de comunidades vegetales distintas, surgidas como consecuencia de distintas combinaciones e intensidades de manejos forestales y ganaderos históricos y presentes, a partir de la comunidad vegetal característica del Chaco seco y bajo el mismo clima y condiciones edáficas. Estos sistemas corresponden a i) bosque conservado (BC), restringido a un área conservada que se ha mantenido sin pastoreo ni explotación forestal en al menos las últimas 5 décadas; ii) bosque abierto (BA), recientemente manejado con desmonte selectivo de arbustos en baja intensidad y bajo pastoreo vacuno (c. 8 años); iii) arbustal cerrado (AC), actualmente en recuperación, con carga vacuna y caprina de baja a media, pero históricamente (> 2 décadas) sobrepastoreado y con explotación forestal de sus individuos arbóreos con mayor desarrollo; iv) arbustal abierto (AA), dominado principalmente por *Larrea divaricata* y caracterizado por una explotación histórica forestal y de alta carga de pastoreo, mostrando actualmente signos visibles de erosión y compactación del suelo, con consecuente baja productividad; v) desmonte selectivo (DS), sistema ganadero con raleo selectivo inicial de especies arbustivas principalmente, y con pastoreo intensivo de ganado vacuno. Por último, vi) cultivo de papa (*Solanum tuberosum*), sistema de producción agrícola que incluye dos siembras al año (verano e invierno) bajo riego. Se establecieron 4 parcelas (réplicas) de 50 m x 50 m por tipo de comunidad vegetal, sobre las cuáles se llevaron a cabo las mediciones a campo. La elección de las parcelas se llevó a cabo respetando una distancia mínima de 1 km entre ellas para asegurar la independencia estadística de los datos, excepto para el caso de los cultivos que se encontraban menos representados y espacialmente agrupados hacia el sur del área de estudio, en una zona periurbana. La localización de cada parcela, así como la representatividad de cada tipo de comunidad en la zona de estudio se muestran en la Figura 1. La identificación y descripción general de las comunidades vegetales escogidas fue asistida con entrevistas a los principales actores sociales de la zona, complementado con el uso de imágenes satelitales y reconocimiento florístico y estructural de la cobertura de los tipos de vegetación existentes en el territorio (Conti 2012; Hoyos et al. 2013). En la tabla 1 del apéndice se describe un detalle de la estructura y composición específica de cada comunidad vegetal seleccionada.

Cuantificación de servicios ecosistémicos

Los SE considerados en el presente análisis fueron seleccionados en base al trabajo previo realizado por Cáceres et al. (2015) para la misma zona de estudio. En base a entrevistas individuales y grupos focales donde se encontraban representados AS con distintos intereses sobre los recursos naturales de la zona (campesinos, productores ganaderos, productores agrícolas, técnicos de extensión, funcionarios y tomadores de decisiones), los autores categorizaron los SE percibidos como beneficios obtenidos de los ecosistemas de la región en una lista de 22 SE finales. Para el presente estudio, de esta lista de 22 SE se seleccionaron 9 SE que, para los fines del presente trabajo, fueron resumidos en 6 SE cuantificables por medio de variables ecológicas medidas a nivel de cada comunidad vegetal. Además de los SE identificados por Cáceres et al. (2015), se incluyó a la "producción agrícola" como una medida del SE obtenido a partir de la extracción directa e intensiva de productos agrícolas dentro de la zona de estudio. A continuación se detallan los SE considerados en el presente trabajo junto con la variable usada como medida ecológica:

a. Servicios de aprovisionamiento:

1. Leñosas forrajeras: En cada réplica se llevaron a cabo censos florísticos cubriendo el área total de la parcela (50 x 50 m) y registrando la identidad y variables alométricas (altura, diámetro del tallo

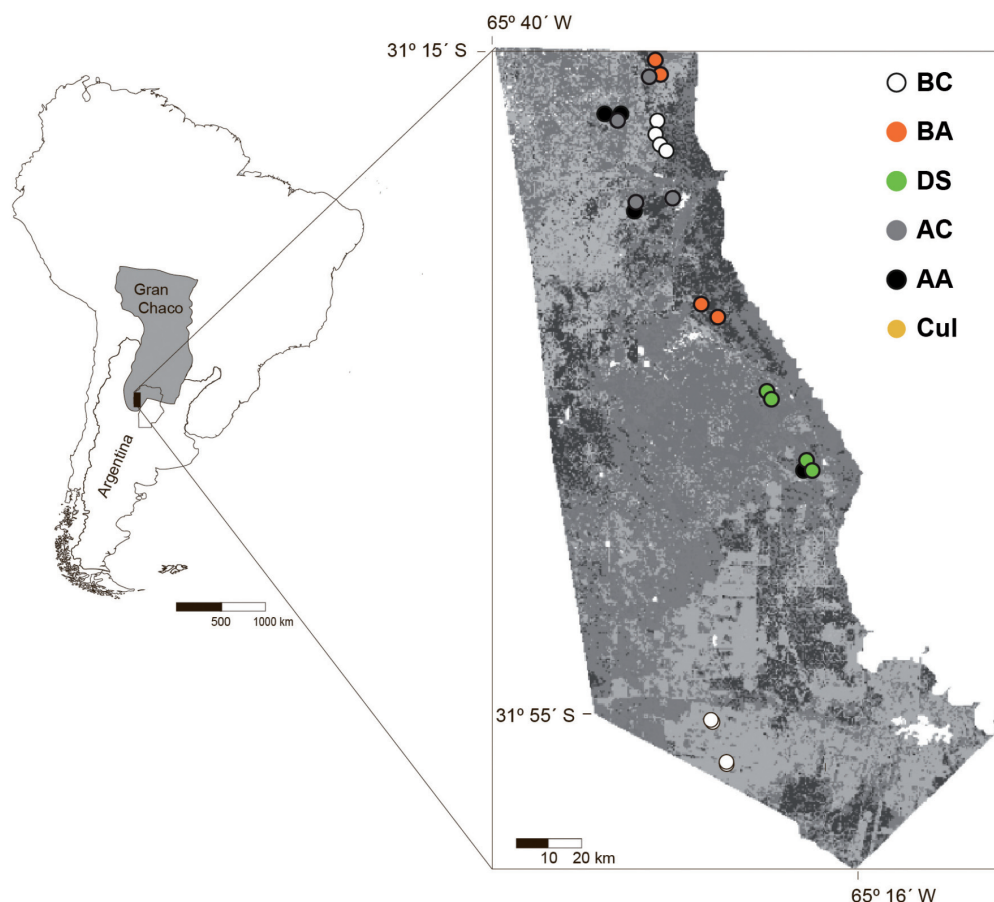


Figura 1. Área de estudio en extremo sur del Chaco seco, en el centro de Argentina. El mapa muestra el área representada por el Gran Chaco (en gris), el área encuadrada corresponde a la zona de estudio en el oeste de Córdoba. Los puntos de colores representan la ubicación de las parcelas (réplicas) para cada comunidad vegetal muestreada.

Figure 1. Study area location in the southern extreme of the dry Chaco in central Argentina. The map shows the area represented by de Gran Chaco forest (in grey), the framed area corresponds to the study area in western Córdoba province. Point in colors represents the plots location (replicates).

principal y área de copa) de todas las plantas leñosas presentes de hasta los 2 metros de altura, asumiendo que por debajo de esta altura se encuentra el forraje potencialmente aprovechable por el ganado. Estas medidas alométricas permitieron estimar el área basal ocupada por cada una de las especies arbóreas y arbustivas presentes en la parcela. Para el caso de las especies arbustivas con un alto grado de ramificación a la base, se desarrolló una ecuación multi-especie que permitió relacionar la biomasa con el área basal de una sub-muestra de individuos con solo un tallo principal ($n = 195$), y se aplicó esta ecuación para calcular el área basal del resto de los individuos arbustivos. Para cada especie leñosa se usó el contenido de proteína foliar (%) en base a la compilación de [Karlin et al. \(2013\)](#), y se estimó el valor forrajero del componente foliar como la media ponderada por la abundancia (área basal) de cada especie censada. Este SE combina, en una misma categoría, los SE que en [Cáceres et al. \(2015\)](#) se encuentran descriptos como “árboles y arbustos forrajeros para ganado caprino” y “árboles y arbustos forrajeros para ganado vacuno y equino”.

2. Pastos forrajeros: En cada réplica se llevaron a cabo censos florísticos registrando la identidad y porcentaje de cobertura de todas las especies presentes, cubriendo el área total de la parcela, de acuerdo a la metodología propuesta por [Cabido et al. \(1993\)](#). Para cada especie de gramínea se usó el contenido de proteínas (%) de las hojas en base a la compilación de [Karlin et al. \(2013\)](#) y se estimó el valor forrajero del componente foliar como la media ponderada por la abundancia de cada especie (cobertura relativa al área total de la parcela). Este SE combina en una misma categoría los servicios que en [Cáceres et al. \(2015\)](#)

se encuentran descriptos como “pastos forrajeros para ganado caprino” y “pastos forrajeros para ganado vacuno y equino”.

3. Madera y leña: Se consideró como madera y leña potencialmente explotable a toda la biomasa (Mg ha^{-1}) representada por los individuos leñosos vivos cuyo diámetro a 1,3 m de altura fue mayor a 10 cm, todo el material leñoso caído > 5 cm de diámetro y los árboles muertos en pie. Las mediciones se llevaron a cabo en cada parcela, cuantificando todos los individuos leñosos que cumplieran con estos criterios y sobre los cuales se aplicaron modelos de biomasa en base al diámetro y altura medidos a nivel individual. Estos modelos se usaron para estimar el peso seco individual que luego fue sumado a nivel de parcela. La medición de la biomasa seca caída y en pie (Mg ha^{-1}) se llevó a cabo de manera directa a través de la cosecha y pesado del material caído, e indirectamente a través del uso de modelos de volumen, los que se describen detalladamente en [Conti et al. \(2014\)](#).
4. Producción agrícola: Se consideró el rinde (Mg ha^{-1}) promedio del cultivo de papa para la zona de estudio, de acuerdo a los datos aportados por el Ministerio de Agricultura y Ganadería de Córdoba ([Garzón y Young 2016](#)).
5. Recursos genéticos: Para cuantificar la provisión de recursos genéticos se utilizó una medida de diversidad específica ampliamente usada como el Índice de Shannon. De esta manera es posible tener un indicador de la diversidad de información genética vegetal disponible en cada comunidad vegetal para conservación y para potencial uso en biotecnología. Desde esta perspectiva es que este servicio es considerado de aprovisionamiento, de acuerdo a lo propuesto por el [MEA \(2005\)](#).

b. Servicios de Regulación y Soporte:

6. Fertilidad del suelo: Se cuantificó la materia orgánica en los primeros 30 cm del suelo (%) en base a una muestra compuesta de 3 submuestras en cada parcela. Los detalles de la estimación pueden encontrarse en [Conti et al. \(2016\)](#).
7. Secuestro de carbono: Se estimó el carbono almacenado en el ecosistema (Mg C ha^{-1}) considerando los compartimentos de vegetación viva (árboles, arbustos, herbáceas) y muerta (broza fina y gruesa), así como el carbono almacenado en el volumen de suelo hasta 30 cm de profundidad para un área dada. Las estimaciones se basan en la biomasa total cuantificada mediante modelos alométricos y cosecha directa en el caso de la vegetación y combinada con el porcentaje de carbono de los distintos componentes, así como en base a mediciones de carbono orgánico en el suelo. Los detalles de dicha estimación se describen en [Conti et al. \(2014\)](#).

Con esta información se construyeron gráficos de flores que permitieron hacer un análisis descriptivo y comparativo de la provisión conjunta de múltiples servicios ecosistémicos percibidos por los actores sociales para los sistemas más representativos del bosque chaqueño seco del centro-oeste de Córdoba, Argentina. A tal fin, los valores absolutos de cada SE fueron escalados para permitir la comparación gráfica de los datos.

Diversidad funcional

En cada comunidad vegetal se registró la identidad y porcentaje de cobertura de todas las especies de plantas vasculares presentes por estrato, cubriendo el área total de la parcela (50 x 50 m) de acuerdo a la metodología propuesta por [Cabido et al. \(1993\)](#). La identificación de especies se realizó en base a floras regionales y herbarios del Museo Botánico de la Universidad Nacional de Córdoba. La nomenclatura utilizada sigue a [Zuloaga y Morrone \(1996\)](#), y fue actualizada de acuerdo a lo publicado regularmente en la Flora del Cono sur del Instituto de Botánica Darwinion (<http://www2.darwin.edu.ar/>).

Se seleccionaron como especies dominantes aquellas que conjuntamente conformaron el 75% de la cobertura total de la comunidad vegetal ([Pérez-Harguindeguy et al. 2013](#)). Para cada una de las especies dominantes se determinaron valores de caracteres funcionales claves que han sido previamente asociados a procesos ecosistémicos en la literatura de referencia, como ser productividad área neta ([Reich et al. 1997](#); [Garnier et al. 2004](#)), descomposición y ciclado de nutrientes ([Pérez-Harguindeguy et al. 2000](#); [Garnier et al. 2007](#); [Pakeman et al. 2011](#)), herbivoría ([Pérez-Harguindeguy 2003](#)) y almacenamiento de C ([Conti y Díaz 2013](#); [De Deyn et al. 2008](#); [Moles et al. 2009](#)), entre otros. Estos procesos ecosistémicos están directamente asociados a la provisión de los servicios ecosistémicos cuantificados, tanto de aprovisionamiento (por ej., la biomasa de leñosas forrajeras, pastos forrajeros, madera y leña y producción agrícola se encuentran directamente asociados a la productividad primaria y acumulación de biomasa en estos sistemas); como de regulación y soporte (por ej. los procesos de descomposición y ciclado de nutrientes mantienen el servicio de fertilidad del suelo, así como a la acumulación y estabilidad de C en el suelo; el almacenamiento de C en la vegetación y en el suelo sustenta directamente el servicio de secuestro en estos ecosistemas). Los caracteres considerados fueron: área foliar específica ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$), dureza foliar (N mm^{-1}), contenido de materia seca foliar (mg g^{-1}), contenido de carbono foliar (mg g^{-1}), contenido de nitrógeno foliar (mg g^{-1}), contenido de fósforo foliar (mg g^{-1}), y altura total (cm). Las mediciones se llevaron a cabo en al menos 6 individuos adultos sanos por especie, de acuerdo a los lineamientos metodológicos propuestos por [Pérez-Harguindeguy et al. \(2013\)](#) y los procedimientos usados en cada caso se detallan en [Conti y Díaz \(2013\)](#).

Con los valores de los caracteres a nivel de especie y su abundancia en cada parcela, se estimaron índices a nivel de la comunidad vegetal asociados a distintos componentes de la diversidad funcional. Dentro de los índices considerados se incluyó tanto aquellos que representan el valor más frecuente de los caracteres

en la comunidad (las medias ponderadas de la comunidad para cada carácter) ([Lavorel et al. 2008](#)), como así también índices multivariados que representan la distribución y variabilidad de los valores de los caracteres en dicha comunidad. Los índices multivariados incluidos fueron los propuestos por [Villéger et al. \(2008\)](#) que consideran distintos componentes de la distribución de los valores de los atributos funcionales en una comunidad: i) la riqueza funcional, representa el espacio multivariado ocupado por los valores de los caracteres funcionales de las especies presentes en cada comunidad, independientemente de las abundancias relativas de cada especie (cuanto más valores de los caracteres estén representados en la comunidad, mayor riqueza funcional tendrá dicha comunidad); ii) la uniformidad funcional, cuantifica cuán regularmente se distribuyen las frecuencias de los valores de los caracteres en una comunidad (cuánto más regulares sean las frecuencias de los valores de los caracteres en una comunidad para los distintos caracteres, mayor uniformidad funcional tendrá dicha comunidad); iii) y la divergencia funcional, indica cuán agrupados o alejados están los valores de los caracteres funcionales más frecuentes en una comunidad (cuánto más alejados sean los valores de los caracteres más frecuentes en una comunidad, mayor divergencia funcional tendrá dicha comunidad). Por último se incluyó el índice de entropía cuadrática de Rao propuesto por [Botta-Dukát \(2005\)](#), que depende tanto del rango del espacio funcional ocupado, como de la similitud entre las especies más abundantes ([Mouchet et al. 2010](#)), y es maximizado cuanto más riqueza funcional exista distribuida más homogéneamente en la comunidad. Los índices funcionales se estimaron usando el paquete estadístico dbFD para R ([Laliberté et al. 2014](#)). El análisis de los índices funcionales se llevó a cabo sobre las comunidades naturales que incluyeron bosques, arbustales y desmonte selectivo, dado que en el cultivo con solo una especie dominando más del 75% de cobertura, el cálculo de los análisis se hace cero al no existir variabilidad en los atributos medidos. Sin embargo, se consideró relevante mantener el uso agrícola en el análisis comparativo de los SE provistos por las distintas comunidades vegetales.

Análisis de datos

Se aplicaron análisis de regresión lineal para asociar los índices funcionales estimados con la provisión de los SE estimados. Para ello se llevaron a cabo regresiones con cada SE en particular y con los valores asociados al eje principal (CP1) del análisis multivariado de componentes principales (ACP) incluyendo los SE seleccionados y cuantificados en cada comunidad vegetal, y excluyendo a cultivos y al servicio de producción agrícola asociado a ese sistema en particular. Este eje multivariado, que denominamos "SEm", se usó como índice para evaluar la provisión conjunta de múltiples servicios ecosistémicos en cada sistema. Se siguió la metodología propuesta por [Díaz et al. \(2011\)](#). Los análisis se llevaron a cabo usando el programa estadístico R ([R Core Team 2017](#)).

Resultados

Cuantificación de servicios ecosistémicos (SE)

La cuantificación de la provisión conjunta de los SE considerados en este estudio para cada comunidad vegetal se muestra en la [Figura 2](#). Como era de esperarse, los ecosistemas naturales tiene la capacidad de proveer una mayor diversidad y magnitud de los SE analizados, mientras que el cultivo maximiza un único SE de aprovisionamiento. Entre los ecosistemas naturales, los bosques maximizan más servicios y en mayor proporción absoluta, tanto de aprovisionamiento como de regulación. En particular, el bosque abierto no se diferencia significativamente del bosque conservado, en términos de magnitud y variedad de los SE provistos. El desmonte selectivo permite mantener, aunque en menor magnitud, diversos SE de aprovisionamiento, con una reducción principalmente del SE de madera y leña. Contrariamente a lo esperado, el forraje, servicio que se intenta maximizar en este sistema como efecto del manejo, no presenta diferencias significativas con el

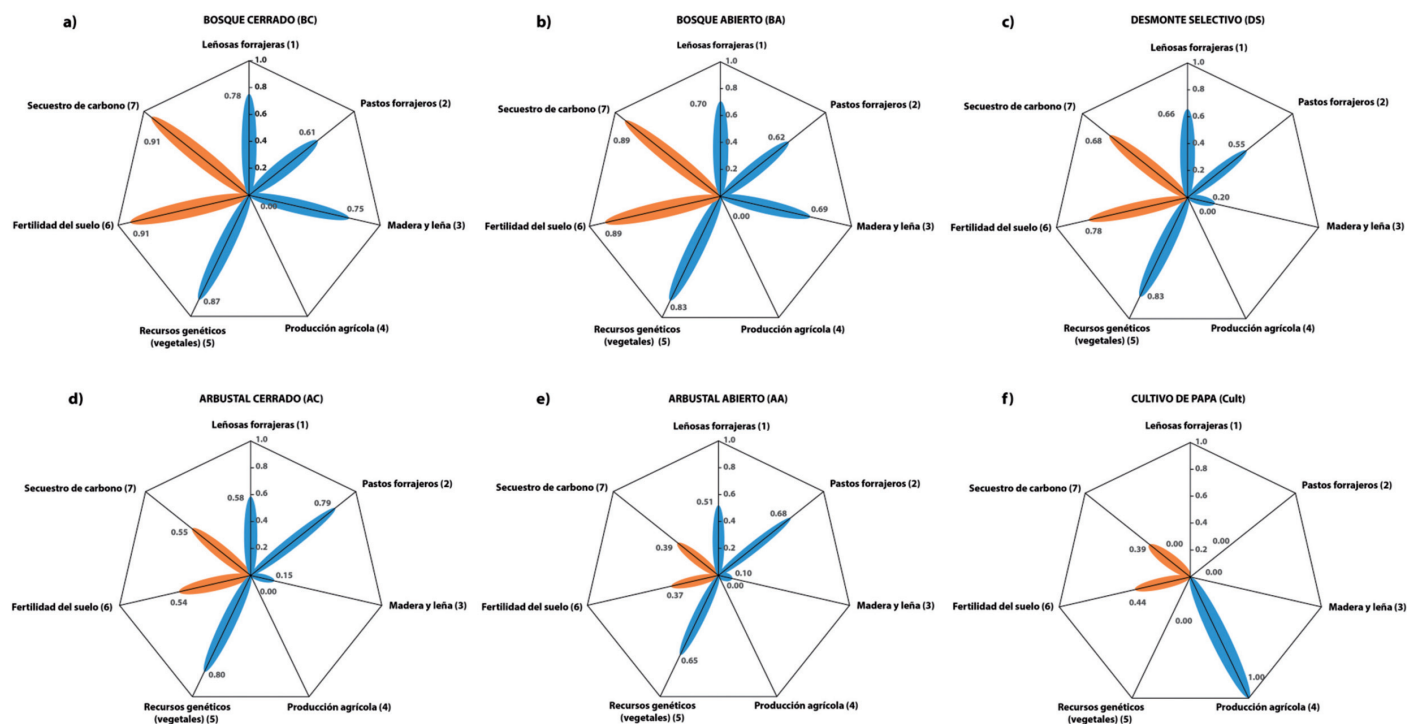


Figura 2. Gráficos de flor representando la provisión conjunta de múltiples servicios ecosistémicos para cada tipo de comunidad vegetal asociadas a los distintos usos de la tierra. Los distintos colores representan servicios de aprovisionamiento (en azul) y servicios de regulación (naranja). Los valores en el extremo de cada pétalo representan el valor relativo que adquiere ese servicio para cada comunidad vegetal. Los datos representados fueron escalados con el objetivo de hacer un análisis gráfico comparativo.

Figure 2. Flower graphs showing the joint provision of multiple ecosystem services for each plant community associated to different land use systems. Different colors represent provisioning services (in blue) and regulating services (in orange). Relative value of each service for the corresponding vegetal community is indicated at the end of each petal. Data values were scaled in order to make a comparative graphic analysis.

resto de los ecosistemas naturales (Fig. 1 del Apéndice). Por otra parte, en el desmonte selectivo, la magnitud de los servicios de regulación se ve reducida significativamente en relación a los servicios provistos por los bosques “conservado” y “abierto”. Los arbustales mantienen distintos servicios de aprovisionamiento, siendo especialmente importante la reducción del servicio de madera y leña en ambos casos. Los servicios de regulación son los más afectados en estos sistemas, principalmente en el arbustal abierto que representa el estado de mayor degradación dentro de los ecosistemas leñosos de la zona.

El resultado del análisis de componente principales incluyendo a los cultivos, refuerza estas tendencias mostrando tres grupos claramente identificables (Fig. 3a). El primero engloba a los bosques conservado y abierto donde se maximizan los servicios de regulación y los vinculados a la provisión de biomasa leñosa en forma de madera y leña. El segundo está constituido por los arbustales donde se ven significativamente reducidos estos servicios pero con capacidad de mantener algunos servicios de aprovisionamiento. Por último los cultivos conforman un tercer grupo en el cual se maximiza la producción agrícola por encima del resto de los servicios percibidos. El mismo análisis de componente principales pero sin incluir los cultivos ordena a las comunidades vegetales principalmente sobre el eje 1 (56% de variación explicada), a lo largo de un gradiente a través del cual varía principalmente la capacidad de los sistemas de proveer servicios de regulación (secuestro de C y fertilidad del suelo) y aquellos servicios de aprovisionamiento asociados a la obtención de biomasa leñosa (Fig. 3b). Así, los bosques maximizan esos servicios ubicándose hacia el extremo negativo del CP1 mientras que el arbustal abierto minimiza la provisión de esos servicios. El eje 2 del ACP (18% de variación explicada) se para a aquellas comunidades vegetales que maximizan la provisión de pastos forrajeros hacia el extremo negativo del ACP y la diver-

sidad de especies vegetales hacia el extremo positivo de este eje, donde los arbustales parecen presentar una gran heterogeneidad en este sentido, junto al desmonte selectivo (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de autovectores del análisis de componentes principales (CP) excluyendo cultivos y el servicio de producción agrícola (correspondiente a la Fig. 3b). Los valores entre paréntesis indican la varianza explicada por cada eje del análisis, los valores de los autovectores en negritas muestran sobre qué eje se explica mejor la variación de cada uno de los SE considerados.

Table 1. Eigenvector scores from the principal component (CP) analysis excluding crops and the crop production service (corresponding to Fig. 3b). Values in brackets indicate the variance accounted by each axis, eigenvector scores in bold show the axis where the variance of each ES is better explained.

Servicios ecosistémicos (SE)	CP1(56%)	CP2(18%)
Leñosas forrajeras	-0.421	-0.149
Gramíneas forrajeras	0.203	-0.699
Madera y leña	-0.451	-0.227
Diversidad de especies vegetales	-0.271	0.624
Fertilidad del suelo	-0.490	-0.085
Secuestro de carbono	-0.514	-0.203

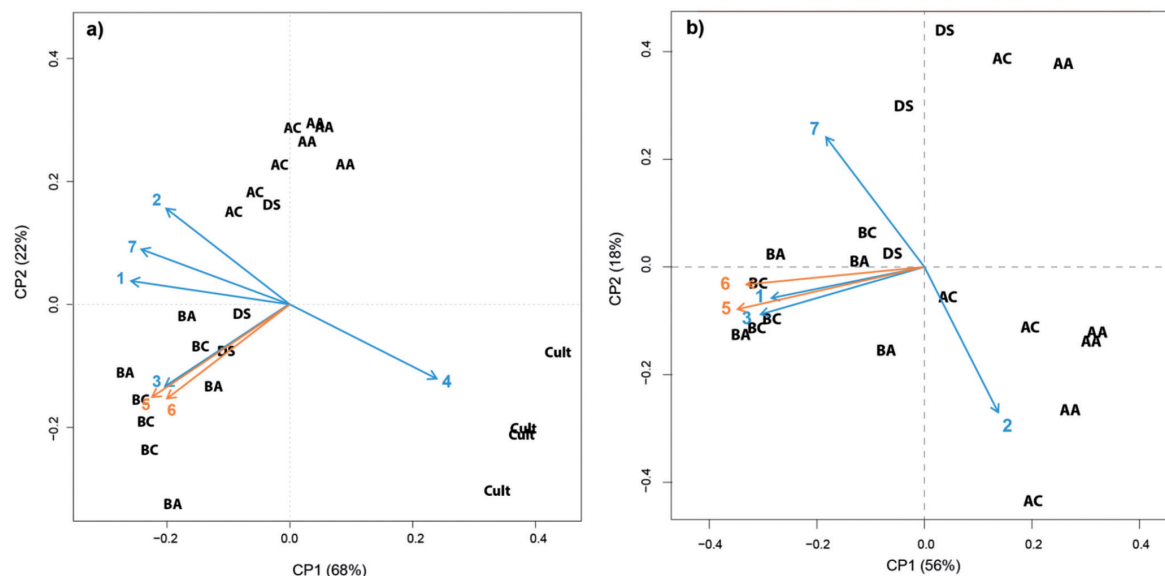


Figura 3. Análisis de componentes principales (ACP) considerando los siete SE cuantificados, a) incluye los cultivos y el servicio de producción agrícola asociado; mientras que b) los excluye. Las flechas indican los distintos servicios ecosistémicos (aprovisionamiento en azul, regulación en naranja). AA: arbustal abierto; AC: arbustal cerrado; BA: bosque abierto; BC: bosque cerrado; Cult: cultivo; DS: desmonte selectivo; 1: leñosas forrajeras; 2: pastos forrajeros; 3: madera y leña; 4: producción agrícola; 5: diversidad genética; 6: fertilidad del suelo; 7: secuestro de C.

Figure 3. Principal component analysis (PCA) considering the ES quantified. a) includes crops and the corresponding “crop production” service, while b) exclude both. Arrows indicate the quantified ES (provisioning in blue and regulating in orange). AA: open shrubland; AC: closed shrubland; BA: open forest; BC: closed forest; Cult: crops; DS: selective logging; 1: fodder woody species; 2: fodder grasses; 3: timber wood and firewood; 4: crop production; 5: genetic diversity; 6: soil fertility; 7: carbon sequestration.

Diversidad funcional y provisión de servicios ecosistémicos

De los índices funcionales estimados a nivel de la comunidad, solo los índices multivariados y la media ponderada de la altura total mostraron una relación estadística significativa con al menos uno de los SE cuantificados y con el índice multivariado SEM, mostrando la misma tendencia en ambos casos (Tabla 2). De los SE considerados, la provisión de gramíneas forrajeras no se relacionó con ninguno de los índices de diversidad funcional. Por otra parte, los SE asociados a la biomasa acumulada en cada sistema (leñosas forrajeras, madera y leña y secuestro de carbono) se asociaron significativamente con los índices multivariados uniformidad, divergencia funcional y Rao, (excepto leñosas forrajeras que no mostró relación con la uniformidad funcional) al igual que el servicio de fertilidad del suelo, que se asoció a los dos últimos. Por último, la diversidad de especies vegetales, se asoció significativamente con la riqueza y uniformidad funcional y con Rao, entre los índices multivariados. Entre las medias ponderadas, sólo el promedio de las alturas típicas para las especies dominantes mostró una relación altamente significativa con los SE asociados a la acumulación de biomasa, donde aquellas comunidades vegetales con especies de mayor altura media se asociaron con una mayor provisión de SE, maximizando los SE de regulación (fertilidad del suelo y secuestro de carbono) y la obtención de madera y leño y leñosas forrajeras, entre los servicios de aprovisionamiento. Las medias ponderadas de los caracteres foliares no mostraron ninguna relación con estas variables.

En cuanto a la provisión conjunta de múltiples SE, los índices funcionales calculados siguiendo las mismas tendencias, donde la uniformidad, divergencia funcional, Rao y la media ponderada de la altura, mostraron una relación altamente significativa con el índice multivariado (SEm) que estima la provisión conjunta de SE por parte de los ecosistemas de la zona (Fig. 4). Así, los sistemas con mayor provisión de SE (valores negativos del índice SEm) presentaron valores menores de divergencia funcional multivariada que los sistemas con menor provisión de SE (valores positivos del índice SEm) (Fig. 4a). El índice de uniformidad funcional y Rao mostraron la tendencia opuesta (Fig. 4b y c), donde comunidades con mayor uniformidad y entropía cuadrática tienen mayor capacidad de proveer múltiples SE. El índice multivariado que mejor se asoció

a la provisión de múltiples servicios fue Rao, el cual mostró valores mayores en los bosques con respecto a los arbustales (Fig. 4c). Por último, la media ponderada de la altura total de la vegetación fue mayor en aquellas comunidades vegetales con mayor magnitud y diversidad de SE provistos (Fig. 4d).

Discusión

En este trabajo, y tomando como ejemplo los ecosistemas del bosque chaqueño seco del oeste de Córdoba (Argentina), se propuso cuantificar empíricamente la relación entre la DF y la provisión integral y conjunta de distintos SE, previamente identificados y valorados por AS de la zona con intereses distintos -y a veces conflictivos- sobre los recursos naturales existentes. En este sentido, nuestro trabajo muestra que principalmente aquellos índices que reflejan la variedad y distribución de atributos funcionales en una comunidad, así como una mayor inversión en estructura, se asocian con al menos uno de los SE cuantificados y con la provisión múltiple de SE, demostrando que distintos índices funcionales reflejan componentes distintos del funcionamiento del ecosistema, y que dicha relación depende en última instancia del componente y del servicio provisto. Por otra parte, los datos ponen de relevancia la necesidad de considerar distintos componentes de la DF en la planificación del manejo de los recursos naturales en los ecosistemas de la zona y la utilidad del marco conceptual utilizado como herramienta para integrar elementos de valoración social y ecológica en el análisis del manejo productivo de los recursos naturales.

Cuantificación de servicios ecosistémicos

El trabajo de Cáceres et al. (2015) demostró que las distintas comunidades vegetales del Chaco seco de Córdoba no son equivalentes en términos del número de SE que distintos actores sociales usan y perciben en estos sistemas. En el presente trabajo demostramos, además, que también varía la capacidad de estas comunidades vegetales de proveer dichos SE. De esta manera, las comunidades menos modificadas en términos de cobertura arbórea, son las que muestran la provisión conjunta de un mayor número de SEs en altos niveles de provisión.

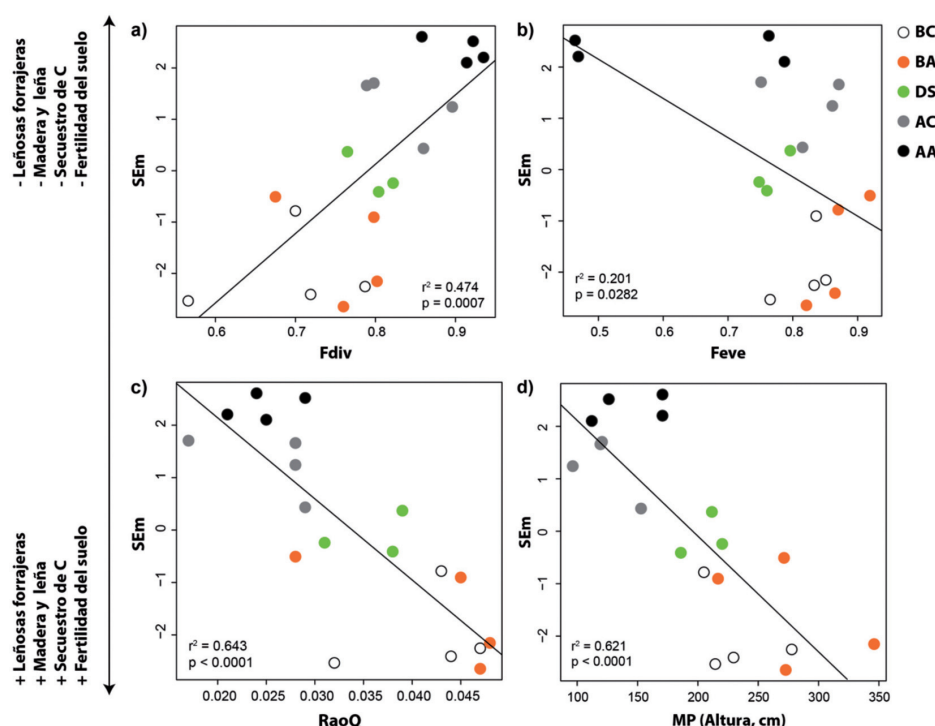


Figura 4. Análisis de regresión entre los índices de diversidad funcional y el eje 1 del análisis multivariado de componentes principales incluyendo los SE medidos (SEm). AA: arbustal abierto; AC: arbustal cerrado; BA: bosque abierto; BC: bosque cerrado; Cult: cultivo; DS: desmonte selectivo, Fric: Riqueza funcional multivariada; Feve: uniformidad funcional multivariada; Fdiv: Divergencia funcional multivariada; RaoQ: entropía cuadrática multivariada; MP: media ponderada a nivel de la comunidad vegetal.

Figure 4. Regression analysis between functional diversity indices and the axis 1 from the multivariate principal component analysis including the ES quantified (SEm). AA: open shrubland; AC: closed shrubland; BA: open forest; BC: closed forest; Cult: crops; DS: selective logging, Fric: multivariate functional richness; Feve: multivariate functional evenness; Fdiv: multivariate functional divergence; RaoQ: multivariate quadratic entropy; MP: community weighted mean.

Así, tanto el bosque conservado como el bosque abierto son los que tienen mayor capacidad de proveer los SE de aprovisionamiento y regulación, comparados con el resto de los sistemas representados en la zona de estudio, y en particular con los cultivos agrícolas. Esto últimos maximizan principalmente un único SE de interés, donde se concentra toda la productividad del sistema, en desmedro de la provisión del resto de los SE. Por otro lado, los arbustales cerrados y abiertos, sometidos en el pasado a mayores intensidades de herbivoría doméstica y extracción de leña y carbón (Tapella 2012), presentaron una menor capacidad de proveer los SE analizados en relación a los bosques. El hecho de que los bosques secundarios no difieran sustancialmente del bosque conservado en su capacidad de proveer los SE analizados, indicaría que un manejo del ganado en cargas moderadas a bajas, sin remoción del estrato arbustivo, permitiría proveer los SE percibidos y usados por distintos AS, dado que no pareciera verse alterado el funcionamiento del ecosistema de manera significativa, tal como se ha visto en trabajos previos llevados a cabo en la zona de estudio, en relación al ciclado de nutrientes y carbono (Conti et al. 2014, 2016; Cuchietti et al. 2017). No obstante, es necesario evaluar en una escala temporal mayor, bajo distintas intensidades de manejo ganadero, la potencial variación o disminución en la provisión de los distintos SE por efecto de cambios en la diversidad de especies vegetales, tal y como ha sido evaluado para otras comunidades de organismos en el Chaco (Mastrangelo y Gavin 2012; Macchi et al. 2013). Estos autores muestran que la diversidad de aves no se reduce linealmente con la intensidad de uso ganadero, sino que exhibe patrones más complejos que requieren de un manejo del paisaje que alternen entre sistemas conservados y manejos ganaderos de baja intensidad con el objetivo de mantener niveles de diversidad que garanticen la provisión de determinados SE (Mastrangelo y Gavin 2012). En el caso del desmonte selectivo, el servicio de madera y leña se ve significativamente reducido debido a la eliminación direccional del estrato leñoso durante el desmonte. El forraje para vacas, servicio que se esperaría maximizar bajo este uso particular, no difiere

en términos de magnitud con ninguno de los otros ecosistemas naturales, efecto dado principalmente por el avance de algunos arbustos con alta capacidad de rebrote, que reducen la aparición de pastos bajo este manejo particular (Cabral et al. 2003; Grau et al. 2015). Si bien los arbustales mantienen su capacidad de proveer forraje, aunque en menor magnitud, su capacidad de proveer biomasa leñosa en forma de madera y leña es el principal SE de aprovisionamiento que se ve afectado en relación a los bosques.

De esta manera, los bosques mostraron un mayor potencial de proveer SE de regulación y aprovisionamiento, mientras que usos más intensivos, tanto agrícolas como ganaderos, ven afectados principalmente su capacidad de mantener los servicios de regulación, fundamentales para garantizar la provisión del resto de los servicios en el tiempo sin necesidad de subsidiar externa y económicamente esas pérdidas, tal y como lo plantea De Groot et al. (2010). En este trabajo, los sistemas en los que pareciera ocurrir un umbral de cambio en alguno de los componentes de diversidad funcional y, en consecuencia, en la provisión de SE son el cultivo y el arbustal degradado.

En términos de dinámica ecosistémica, una eficaz captura de recursos (luz, nutrientes) resulta imprescindible para mantener la productividad y maximizar el funcionamiento de los sistemas en el tiempo (Caviglia y Andrade 2010). En este sentido, una mayor complejidad -en términos estructurales y de biodiversidad funcional- permite una captura de la energía y un uso de los recursos más eficiente, permitiendo mantener una mayor variedad de funciones e interacciones entre organismos, claves para su mantenimiento y sustentabilidad en el tiempo (Loreau y Hector 2001; Reich et al. 2012). Por el contrario, en sistemas simplificados y manejados intensamente (por ej. los cultivos), el flujo de la energía es modificado, a través de distintas intervenciones humanas, para lograr capturar más energía directamente en productos cosechables (por ej. carne, lana y granos), disminuyendo el flujo de energía hacia otros organismos o compartimientos, aumentando las pérdidas de

nutrientes y recursos en el sistema, y provocando así su deterioro en el tiempo (Bommarco et al. 2013; Piñeiro et al. 2014). El manejo hacia la mantención de múltiples funciones en el ecosistema emerge como indispensable para la mantención de la sustentabilidad en la provisión de múltiples SE, no solo de los ecosistemas naturales sino también de los agroecosistemas (Zhang et al. 2007). Por otra parte, es preciso considerar que la canalización de gran parte de la productividad hacia la producción de un solo SE de interés solo es factible con una inyección de capital externo, es decir a través de suplir la energía y materia que se pierde del sistema como efecto de ese mismo manejo, y a través de una infraestructura que permite modificar el ecosistema (Quétiér et al. 2007a). En este sentido, la direccionalidad no es solo hacia un producto concreto sino hacia un actor social determinado, el cual posee la capacidad económica para llevar a cabo tal intervención. Este hecho genera, además, la exclusión de los grupos sociales carentes de estas capacidades, generalmente más vulnerables y dependientes del funcionamiento natural de los ecosistemas (De Groot et al. 2010).

Asociando SE con componentes de la biodiversidad funcional

En términos generales, de los seis SE provistos por las comunidades naturales, analizados en el presente trabajo, cinco mostraron una asociación con al menos una medida de biodiversidad funcional de la vegetación, si bien lo contrario no fue cierto en todos los casos, donde solo los índices funcionales multivariados y la media ponderada de la altura se asociaron significativamente con uno o varios de los SE provistos (Tabla 2).

De los índices multivariados medidos, la riqueza funcional - que cuantifica el espacio funcional multivariado ocupado por las especies dominantes en cada sistema-, se asoció, como era de esperar, con la provisión de recursos genéticos medidos a través de un índice de diversidad taxonómico clásico, mostrando que en estos sistemas, una mayor diversidad funcional se corresponde con una mayor diversidad taxonómica. Lo mismo se encontró para el caso de la uniformidad funcional multivariada -que indica cómo se distribuye la variabilidad de los atributos funcionales entre las especies dominantes- y la provisión de recursos genéticos, por lo que una mayor uniformidad funcional indica que la dominancia se distribuye entre más especies en esa comunidad y como consecuencia existe mayor diversidad tanto en términos funcionales como taxonómicos. Rao fue el índice que mostró mayor asociación con distintos SE tanto de aprovisionamiento como de regulación y soporte, tal y como se ha evidenciado previamente en la bibliografía para distintos procesos ecosistémicos (Leps et al. 2006). El índice multivariado Rao muestra la probabilidad de que al tomar dos especies al azar en una comunidad, éstas sean diferentes en términos funcionales, y en consecuencia combina tanto medidas de uniformidad de distribución de la variabilidad funcional como el espacio funcional ocupado (Leps et al. 2006; Mouchet et al. 2010). Nuestros resultados muestran que este índice se asoció con la provisión del servicio leñosas forrajeras, madera y leña y recursos genéticos dentro de los servicios de aprovisionamiento, así como con dos servicios de regulación y soporte: fertilidad del suelo y secuestro de C. En general este índice ha sido exitosamente usado para poner a prueba mecanismos asociados a la complementariedad de nicho en los ecosistemas, que proponen que cuanto mayor diversidad funcional vegetal exista en un ecosistema en términos de variabilidad y equitatividad de atributos funcionales, más eficiente es el uso de los recursos disponibles en un ecosistema, maximizando los procesos ecosistémicos (Tilman et al. 1997; Tilman 1999). Es así como se ha encontrado que procesos como productividad, biomasa y almacenamiento de C (Zhang et al. 2012; Ruiz-Benito et al. 2014; Poorter et al. 2015) se encuentran asociados a la variabilidad o diversidad funcional en distintos ecosistemas. En este sentido, el patrón de asociación entre aquellos servicios asociados a la acumulación de biomasa (leñosas forrajeras, madera y leña, secuestro de C y fertilidad del suelo, en este caso) con este índice y el de uniformidad funcional pareciera seguir esta misma tendencia. Por otra parte, y dado que Rao combina riqueza funcional con uni-

formidad funcional, es esperable que aumente en función de una mayor riqueza taxonómica, y con ello con la provisión de recursos genéticos por parte de estos ecosistemas. En conclusión, nuestros resultados indican que Rao es el índice funcional que, a diferencia del resto de los índices multivariados analizados (riqueza, divergencia y uniformidad) permite resumir adecuadamente la variabilidad y riqueza funcional de la comunidad vegetal, y en consecuencia nos brinda mayor información sobre la función y provisión de SE.

Por último, la divergencia funcional multivariada muestra tendencias opuestas al resto de los índices funcionales asociados a la distribución de los atributos en la comunidad. Esto es así dado que la divergencia funcional indica cuán agrupados o alejados están los valores de los caracteres funcionales de las especies dominantes en una comunidad, pero no indica cuán equitativa es esa distribución entre las especies de esa comunidad (Mouchet et al. 2010). Así, el arbustal abierto, por ejemplo, es más divergente funcionalmente que los otros ecosistemas porque tiene pocas especies que, además, son muy contrastantes en términos funcionales (con más vacíos en el rango de distribución funcional) mientras que los bosques se componen de un mayor número de especies que forman un continuo funcional entre los extremos (con menos vacíos en el rango de la distribución funcional). Este índice se asoció negativamente a la provisión de los servicios ecosistémicos leñosas forrajeras, madera y leña, secuestro de C y fertilidad del suelo, asociados a la acumulación de biomasa, indicando que aquellas comunidades con mayor divergencia funcional presentan especies más contrastantes y con menor uniformidad en la distribución de esa variación entre las especies dominante, donde probablemente el aumento en la dominancia de especies gramíneas, con caracteres contrastantes en términos foliares y de altura en relación a los de las especies leñosas en los bosques, reduzca la provisión de estos servicios.

Patrones similares se encontraron al considerar los SE de manera conjunta, a través del uso del índice multivariado SEm. Así, los ecosistemas con menor intensidad de uso (bosques conservado y abierto), con especies cuyos caracteres cubren un mayor rango funcional, pero cuyas abundancias se distribuyen de manera más uniforme entre las especies dominantes (mayor uniformidad funcional y Rao, y menos divergencia funcional) tienen una mayor capacidad de proveer SE en términos de variedad y magnitud que los ecosistemas bajo manejos más intensos (y con menor uniformidad y Rao, y mayor divergencia funcional), indicando que SEm es buen indicador de la capacidad de estos sistemas de proveer múltiples servicios ecosistémicos.

A diferencia de lo esperado, ninguna de las medias ponderadas de los caracteres foliares dominantes mostraron relación con los servicios ecosistémicos medidos, tal y como se encontró en trabajos previos llevados a cabo en pastizales y bosques tropicales (Garner et al. 2004; de Bello et al. 2010; Finegan et al. 2015), indicando que si bien el uso puede generar variaciones en los caracteres foliares promedios de cada comunidad, directamente relacionados a la manera en que las plantas usan los recursos disponibles (Díaz et al. 2004; Reich 2014), ese patrón no fue consistente en los ecosistemas seleccionados. La falta de relación encontrada entre las medias ponderadas de los caracteres foliares puede deberse a que las comunidades vegetales se escogieron manteniendo las condiciones climáticas y edáficas lo más homogéneas posible, con la intención de poder evaluar el efecto del cambio en la DF sobre la provisión de SE, sin efectos climáticos o edáficos que podrían alterar dicha relación. Esta decisión metodológica puede estar limitando la variedad de estrategias de uso del recurso existentes dado que no existe un gradiente tan marcado de disponibilidad del recurso, lo que se refleja en el hecho de que en los sistemas con vegetación nativa considerada no hay un reemplazo de especies, sino fundamentalmente de sus abundancias, indicando que el pool de especies existente, y en consecuencia sus estrategias funcionales, son similares a lo largo del área de estudio seleccionada (Conti y Díaz 2013).

Tabla 2. Significancia estadística ($p \geq 0.05$) de los análisis de regresión entre los índices de diversidad funcional medidos a nivel de la comunidad vegetal asociada a los distintos usos de la tierra del Chaco seco de Córdoba (Argentina) y los SE cuantificados. Ref.: Fric: Riqueza funcional multivariada; Feve: uniformidad funcional multivariada; Fdiv: Divergencia funcional multivariada; RaoQ: entropía cuadrática multivariada; MP: media ponderada a nivel de la comunidad vegetal; AFE: área foliar específica ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$); DF: dureza foliar (N mm^{-1}); CMSF: contenido de materia seca foliar (mg g^{-1}); Ht: Altura total (cm); N foliar: contenido de nitrógeno foliar (mg g^{-1}); C foliar: contenido de carbono foliar (mg g^{-1}), P foliar: contenido de fósforo foliar (mg g^{-1}). ns: no estadísticamente significativo

Table 2. Statistical significance ($p \geq 0.05$) from regression analysis between community plant functional indices calculated for the different land use systems from the dry Chaco in central west Córdoba (Argentina) and the SE quantified. Ref.: Fric: multivariate functional richness; Feve: multivariate functional evenness; Fdiv: multivariate functional divergence; RaoQ: multivariate quadratic entropy; MP: community weighted mean; AFE: specific leaf area ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$); DF: leaf tensile strength (N mm^{-1}); CMSF: leaf dry matter content (mg g^{-1}); Ht: total height (cm); N foliar: leaf nitrogen content (mg g^{-1}); C foliar: leaf carbon content (mg g^{-1}), P foliar: leaf phosphorous content (mg g^{-1}). ns: no statistically significant.

Servicios ecosistémicos (SE)	Índices funcionales de la comunidad vegetal										
	Fric	Feve	Fdiv	RaoQ	MP (AFE)	MP (DF)	MP (CMSF)	MP (Ht)	MP (N foliar)	MP (C foliar)	MP (P foliar)
Leñosas forrajeras	ns	ns	0.010	0.028	ns	Ns	ns	0.046	ns	ns	ns
Gramíneas forrajeras	ns	ns	ns	ns	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns
Madera y leña	ns	0.044	0.003	0.003	ns	Ns	ns	<0.001	ns	ns	ns
Diversidad de especies vegetales	0.001	0.006	ns	0.004	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns
Fertilidad del suelo	ns	ns	0.007	0.001	ns	Ns	ns	0.001	ns	ns	ns
Secuestro de carbono	ns	0.034	0.001	0.001	ns	Ns	ns	<0.001	ns	ns	ns
Múltiples SE (SEm)	ns	0.028	0.001	<0.001	ns	Ns	ns	<0.001	ns	ns	ns

Dentro de las medias ponderadas analizadas, sólo la altura total, un estimador indirecto de la complejidad y desarrollo en biomasa de la comunidad vegetal, se asoció significativamente con la provisión de la mayoría de los SE provistos. La altura promedio de la vegetación, es un buen indicador de la cantidad de biomasa acumulada, y, en consecuencia, mostró ser un marcador funcional clave del cambio en la provisión de SE en sistemas leñosos, tal y como se encontró en el caso de pastizales naturales (Garnier et al. 2004; Lavorel et al. 2011). En general, cuanto mayor materia y energía esté ciclando en un sistema dado, mayor será la capacidad de ese sistema de proveer productos y funciones específicas y con potencial interés para uno o varios AS.

Estos resultados difieren con varios trabajos previos que indican que los índices funcionales multivariados asociados a la variabilidad de atributos funcionales dentro de una comunidad vegetal muestran, en general, relaciones mucho menos claras o estrechas que los caracteres vegetales foliares promedios (medias ponderadas) en una comunidad con el funcionamiento del ecosistema y su capacidad de proveer múltiples SE en ecosistemas complejos (de Bello et al. 2010; Butterfield y Suding 2013; Lavorel 2013), aunque existe evidencia que demuestra lo contrario (Conti y Díaz 2013; Grigulis et al. 2013).

A la hora de planificar manejos de la comunidad vegetal que favorezcan o maximicen la provisión conjunta de múltiples servicios ecosistémicos, es fundamental una aproximación que considere las variaciones funcionales en una comunidad (es decir, su biodiversidad funcional) (Balvanera et al. 2006; de Bello et al. 2010; De Groot et al. 2010). En este sentido, manejos específicos sobre la abundancia de especies de interés (o especies no deseadas) que componen un ecosistema, van a afectar directamente la variabilidad, distribución y valor medio que toman los caracteres en esa comunidad, siendo posible orientar un determinado cambio funcional a nivel de la comunidad, factible de ser expresado cuantitativamente a través de un índice o métrica funcional (Laughlin 2014). Considerando que aquellos sistemas con un mayor rango de variación y una distribución más equitativa de abundancias de las especies vegetales son los que mostraron ofrecer un mayor número y magnitud de SE, proponemos entonces que estos parámetros deberían ser tenidos en cuenta como una herramienta de toma de decisiones al

momento de diseñar políticas públicas de manejo de los ecosistemas naturales y los recursos y beneficios derivados de ellos. En el caso de las rediscusiones sobre el Ordenamiento Territorial del Bosque Nativo (OTBN) en la provincia de Córdoba, debería considerarse el hecho de que la intervención de ecosistemas en mejor estado de conservación, podrían involucrar un cambio en distintos componentes de la DF, con la pérdida asociada de una serie de SE de aprovisionamiento y regulación, que ya han sido descriptos como de gran relevancia para la supervivencia de diferentes actores sociales, así como para la sustentabilidad ecológica de esta región (Cáceres et al. 2015).

Es importante aclarar que así como se evalúa la capacidad de los sistemas de proveer distintos y múltiples SE, es necesario incluir en esta discusión el concepto de dis-servicio (Viglizzo et al., 2012). Por ejemplo, la vulnerabilidad al fuego podría considerarse como un dis-servicio en el área de estudio (Jaureguiberry 2012; Tapella 2012). En este sentido, los ecosistemas que favorezcan el desarrollo de una estructura de la vegetación propensa al fuego (por ej. alta carga de combustible fino, continuidad horizontal y vertical de la vegetación que permiten la propagación del fuego, y/o la presencia de especies altamente inflamables) pueden aumentar su vulnerabilidad ecológica ante la ocurrencia de incendios (Safford et al. 2009; Stephens et al. 2009), y en consecuencia poner en juego la provisión de SE básicos para todos los AS involucrados (Lavorel et al. 2007; Adams 2013).

Por último, creemos que la continuidad de este análisis debiera considerar la heterogeneidad y el arreglo espacial de estas comunidades vegetales en el paisaje, indispensable para poder promover un ordenamiento territorial que permita una diversidad de servicios ecosistémicos para distintos actores sociales, y asegurar la sostenibilidad de esta provisión en el tiempo (Balmford et al. 2002; Naidoo y Ricketts 2006; Mastrangelo et al. 2014). Por otra parte, el análisis de la relación de la DF con la provisión de SE debiera extenderse a otros niveles tróficos donde la evidencia es aún más escasa todavía y de la que dependen fuertemente SE específicos que vinculan a grupos tróficos diferentes (p.ej., polinización, fertilidad del suelo, calidad de agua, etc.) (Eigenbrod et al. 2010; Lavorel et al. 2011; Willemen et al. 2012).

Conclusión

En este trabajo pudimos cuantificar empíricamente diversos SE percibidos y valorados localmente por AS con intereses y usos del recurso distintos, evaluando el rol de la DF en sustentar la provisión de los mismos. Así, aquellos sistemas más diversos en términos de variación funcional y distribución de dicha variación entre las especies vegetales que componen una comunidad vegetal dada, y con una mayor altura promedio, proveen un mayor número y magnitud de SE en relación a sistemas que son o han sido intensamente usados. Este estudio representa una evidencia más sobre la importancia de considerar distintos componentes de la diversidad funcional de las comunidades vegetales en ecosistemas naturales y seminaturales, en pos de llevar a cabo un manejo de los recursos no solo ecológicamente más sustentable y socio-culturalmente más inclusivo, sino además económicamente más beneficioso.

Agradecimientos

Agradecemos profundamente a los dueños de los establecimientos por permitirnos trabajar en sus propiedades, así como a la Secretaría de Ambiente de Córdoba. Este estudio fue posible gracias al financiamiento de FONCyT (PICT-0365 y PICT-0554), CONICET, SECyT- Universidad Nacional de Córdoba y el Instituto Interamericano para el estudio del cambio global (IAI) CRN 2015 y SGP-CRA2015 (los cuales fueron financiados por la US National Science Foundation GEO-0452325 y GEO-1138881).

Referencias

- Adams, M.A. 2013. Mega-fires, tipping points and ecosystem services: Managing forests and woodlands in an uncertain future. *Forest Ecology and Management* 294: 250–261.
- Balmford, A., Bruner, A., Cooper, P., Costanza, R., Farber, S., Green, R.E., et al. 2002. Economic reasons for conserving wild nature. *Science* 297: 950–953.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146–1156.
- Baumann, M., Gasparri, I., Piquer Rodríguez, M., Gavier-Pizarro, G., Grifiths, P., Hostert, P., Kuemmerle, T. 2017. Carbon emissions from agricultural expansion and intensification in the Chaco. *Global change biology* 23: 1902–1916.
- Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G. 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 230–238.
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of vegetation science* 16: 533–540.
- Brown, K., Johnson, S., Parks, K. 2013. Use of provisioning ecosystem services drives loss of functional traits across land use intensification gradients in tropical forests in Madagascar. *Biological Conservation* 161: 118–127.
- Butterfield, B.J., Suding, K.N. 2013. Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. *Journal of Ecology* 101: 9–17.
- Cabido, M., Zak, M. 2010. Deforestación, agricultura y biodiversidad: Apuntes Sobre el Panorama Global y la Realidad de Córdoba. *HOY la Universidad-UNCiencia (Universidad Nacional de Córdoba)*.
- Cabido, M., Acosta, A., Carranza, M.L., Díaz, S. 1992. La vegetación del Chaco Árido en el W de la provincia de Córdoba, Argentina. *Documents phytosociologiques* XIV: 447–456.
- Cabido, M., González, C., Acosta, A., Díaz, S. 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio* 109: 5–14.
- Cabral, A.C., De Miguel, J.M., Rescia, A.J., Schmitz, M.F., Pineda, F.D. 2003. Shrub encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science* 14: 145–152.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Acme, Buenos Aires, Argentina.
- Cabrol, D.A., Cáceres, D.M. 2016. Las disputas por los bienes comunes y su impacto en la apropiación de servicios ecosistémicos. La Ley de Protección de Bosques Nativos, en la Provincia de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral* 27: 134–145.
- Cáceres, D.M., Tapella, E., Quétier, F., Díaz, S. 2015. The social value of biodiversity and ecosystem services from the perspectives of different social actors. *Ecology and Society* 20 art62.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.
- Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J. 2011. *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos* 84 pp. Serie técnica, Informe técnico, 384.
- Caviglia, O.P., Andrade, F.H. 2010. Sustainable intensification of agriculture in the Argentinean Pampas: capture and use efficiency of environmental resources. *Am. J. Plant Sci. Biotechnol* 3: 1–8.
- Chapin III, F.S. 1997. Biotic Control over the Functioning of Ecosystems. *Science* 277: 500–504.
- Conti, G. 2012. *Asociaciones entre la biodiversidad funcional y el almacenamiento de carbono bajo diferentes situaciones de uso de la tierra en el Chaco Seco, Argentina*. Tesis de Doctorado. Escuela de Biología. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina 174 pp.
- Conti, G., Díaz, S. 2013. Plant functional diversity and carbon storage – an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology* 101: 18–28.
- Conti, G., Pérez-Harguindeguy, N., Quétier, F., Gorné, L.D., Jaureguiberry, P., Bertone, G.A., et al. 2014. Large changes in carbon storage under different land-use regimes in subtropical seasonally dry forests of southern South America. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 197: 68–76.
- Conti, G., Kowaljow, E., Baptist, F., Rumpel, C., Cuchietti, A., Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S. 2016. Altered soil carbon dynamics under different land-use regimes in subtropical seasonally-dry forests of central Argentina. *Plant and Soil* 403: 375–387.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., et al. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11: 1065–1071.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., et al. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- Craine, J.M., Tilman, D., Wedin, D., Reich, P., Tjoelker, M., Knops, J. 2002. Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* 16: 563.
- Cuchietti, A., Marcotti, E., Conti, G., Casanoves, F., Mazzarino, M.J., Vaieretti, M.V., et al. 2017. Uso de la tierra y ambiente local de descomposición en el Chaco Semiárido de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral* 27: 325–338.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H., Bardgett, R.D., et al. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19: 2873–2893.
- De Deyn, G.B., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D. 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* 11: 516–531.
- De Groot, R.S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L., Willemen, L. 2010. Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity* 7: 260–272.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. 3., Jalili, A., et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295–304.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, T.M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 20684–20689.
- Díaz, S., Quétier, F., Cáceres, D.M., Trainor, S.F., Pérez-Harguindeguy, N., Bret-Harte, M.S., et al. 2011. Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 895–902.

- Duru, M., Jouany, C., Le Roux, X., Navas, M.L., Cruz, P. 2014. From a conceptual framework to an operational approach for managing grassland functional diversity to obtain targeted ecosystem services: Case studies from French mountains. *Renewable agriculture and food systems* 29: 239–254.
- Eigenbrod, F., Armsworth, P. R., Anderson, B. J., Heinemeyer, A., Gillings, S., Roy, D.B., et al. 2010. The impact of proxy based methods on mapping the distribution of ecosystem services. *Journal of Applied Ecology* 47: 377–385.
- Finegan, B., Peña Claros, M., de Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret Harte, M.S., Carreño Rocabado, G., et al. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103: 191–201.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., et al. 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany* 99: 967–985.
- Garzón, J.M., Young, M. 2016. *La producción de papa en Córdoba. Aspectos básicos y potencial productivo*. Ministerio de Agricultura y Ganadería de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Gorgas, J., Tassile, J. 2003. *Recursos naturales de la provincia de Córdoba. Los suelos*. Agencia Córdoba Ambiente S.E. - INTA EEA Manfredi, Córdoba.
- Grau, H.R., Torres, R., Gasparri, N.I., Blendinger, P.G., Marinero, S., Macchi, L. 2015. Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture expansion and forest-oriented conservation policies. *Journal of Arid Environments* 123: 40–46.
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., et al. 2013. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology* 101: 47–57.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., et al. 1997. Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. *Oikos* 79: 259–281.
- Haines-Young, R., Potschin, M. 2010. The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. En: Raffaelli D, Frid C (eds.), *Ecosystem Ecology: a new synthesis*. Cambridge.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A.A., Tyukavina, A., et al. 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342: 850–853.
- Hocsman, L.D. 2003. *Reproducción Social Campesina: tierra, trabajo y parentesco en el Chaco Árido Serrano*. Centro de Estudios Avanzados, Universidad Nacional de Córdoba.
- Hoyos, L.E., Cingolani, A.M., Zak, M.R., Vaieretti, M.V., Gorla, D.E., Cabido, M.R. 2013. Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Applied Vegetation Science* 16: 260–271.
- Jaureguiberry, P. 2012. *Caracteres funcionales, inflamabilidad y respuesta al fuego de especies vegetales dominantes en distintas situaciones de uso de la tierra en el centro-oeste de Argentina*. Tesis de Doctorado, Escuela de Biología. Facultad de Cs. Exactas, Físicas y naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Karlin, M.S., Karlin, U.O., Coirini, R.O., Reati, G.J., Zapata, R.M. 2013. *El chaco árido*. Encuentro Grupo Editor, Córdoba, Argentina.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology 91(1): 299–305.
- Laughlin, D.C. 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters* 17: 771–784.
- Lavorel, S. 2013. Plant functional effects on ecosystem services (ed Hutchings M). *Journal of Ecology* 101: 4–8.
- Lavorel, S., Flannigan, M. D., Lambin, E. F., Scholes, M. C. 2007. Vulnerability of land systems to fire: Interactions among humans, climate, the atmosphere, and ecosystems. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 12(1): 33–53.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S., Garden, D., Dorrough, J., et al. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* 22: 134–147.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., et al. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99: 135–147.
- Leps, J., De Bello, F., Lavorel, S., Berman, S. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: Practical considerations matter. *Perslia* 78: 481–501.
- Loreau, M., Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412: 72–76.
- Macchi, L., Grau, H.R., Zelaya, P.V., Marinero, S. 2013. Trade-offs between land use intensity and avian biodiversity in the dry Chaco of Argentina: A tale of two gradients. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 174: 11–20.
- Mastrangelo, M.E., Weyland, F., Villarino, S.H., Barral, M.P., Nahuelhual, L., Laterra, P. 2014. Concepts and methods for landscape multifunctionality and a unifying framework based on ecosystem services. *Landscape Ecology* 29: 345–358.
- Mastrangelo, M.E., Gavin, M.C. 2012. Trade-Offs between Cattle Production and Bird Conservation in an Agricultural Frontier of the Gran Chaco of Argentina. *Conservation Biology* 26: 1040–1051.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment) 2005. Ecosystems and human well-being: synthesis. *Island, Washington, DC*.
- Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E. et al. 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* 97: 923–932.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.
- Naidoo, R., Ricketts, T.H. 2006. Mapping the Economic Costs and Benefits of Conservation. *PLoS Biology* 4: 360.
- Pakeman, R.J., Eastwood, A., Scobie, A. 2011. Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the “mass ratio hypothesis”. *Plant and Soil* 342: 49–57.
- Pérez-Harguindeguy, S., Cornelissen, J.H.C., Vendramini, F., Cabido, M., Castellanos, A.N.D. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218: 21–30.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J.H.C., Gurvich, D.E., Cabido, M. 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology* 28: 642–650.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Piñeiro, G., Pinto, P., Arana, S., Sawchik, J., Díaz, J.I., Gutiérrez, F., Zarza, R. 2014. Cultivos de Servicio: integrando la ecología con la producción agrícola. *XXVI Reunión Argentina de Ecología. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Chubut, Argentina*.
- Poorter, L., Van Der Sande, M.T., Thompson, J., Arets, E.J.M.M., Alarcón, A., Álvarez Sánchez, J., et al. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 24: 1314–1328.
- Quétier, F., Tapella, E., Conti, G., Cáceres, D.M., Díaz, S. 2007a. Servicios ecosistémicos y actores sociales. Aspectos conceptuales y metodológicos para un estudio interdisciplinario. *Gaceta ecológica* 84: 17–26.
- Quétier, F., Lavorel, S., Thuiller, W., Davies, I. 2007b. Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications* 17: 2377–2386.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Reich, P. 2014. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* 102: 275–301.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 13730–13734.
- Reich, P.B., Tilman, D., Isbell, F., Mueller, K., Hobbie, S.E., Flynn, D.F.B., Eisenhauer, N. 2012. Impacts of Biodiversity Loss Escalate Through Time as Redundancy Fades. *Science* 336: 589–592.
- Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Paquette, A., Messier, C., Kattge, J., Zavala, M.A. 2014. Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography* 23: 311–322.

- Safford, H.D., Schmidt, D.A., Carlson, C.H. 2009. Effects of fuel treatments on fire severity in an area of wildland-urban interface, Angora Fire, Lake Tahoe Basin, California. *Forest Ecology and Management* 258(5): 773–787.
- Silvetti, F. 2010. *Estrategias campesinas, construcción social del hábitat y representaciones sobre la provisión de servicios ecosistémicos en el Chaco árido: un análisis sociohistórico en el Departamento Pocho (Córdoba, Argentina)*. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Córdoba (Argentina).
- Stephens, S. L., Moghaddas, J. J., Edminster, C., Fiedler, C. E., Haase, S., Harrington, M., et al. 2009. Fire treatment effects on vegetation structure, fuels, and potential fire severity in western U.S. forests. *Ecological Applications* 19(2): 305–320.
- Tapella, E. 2012. *Heterogeneidad social y valoración diferencial de servicios ecosistémicos. Un abordaje multi-actoral en el oeste de Córdoba (Argentina)*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Córdoba (Argentina).
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles 101. *Ecology* 80: 1455–1474.
- Tilman, D., Knops, D., Wedin, J., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*: 277.
- Trainor, S.F. 2006. Realms of value: Conflicting natural resource values and incommensurability. *Environmental Values*: 3–29.
- Viglizzo, E.F., Paruelo, J.M., Litterra, P., Jobbagy, E.G. 2012. Ecosystem service evaluation to support land-use policy. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 154: 78–84.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H., Wall, D.H. 2004. Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science* 304: 1629–1633.
- Willemien, L., Veldkamp, A., Verburg, P., Hein, L., Leemans, R. 2012. A multi-scale modelling approach for analysing landscape service dynamics. *Journal of Environmental Management* 100: 86–95.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M. 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics* 64: 253–260.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, P.P.B. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology* 100: 742–749.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O. 1996. *Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina II*, Vol. 60. Missouri Botanical Garden, Missouri, Argentina.

Apéndice

Tabla 1. Caracterización de la estructura y composición específica (% cobertura relativa) de las comunidades vegetales naturales asociadas a distintos usos de la tierra en el centro-oeste de Córdoba, Argentina (n = 4).

Table 1. Plant community structure and specific composition (percentage of relative cover) from the selected natural plant communities associated with different land uses in Córdoba, Argentina (n=4).

Caracterización del sitio		Bosque conservado	Bosque abierto	Arbustal cerrado	Arbustal abierto	Desmonte selectivo
Suelo desnudo (%)		30	40	20	44	47,5
N° especies total		37	33	33	38	37
Altura promedio estrato arbóreo (cm)		770	751	507	424	693
Altura máxima (cm)		1324	1315	1052	585	1113
Especies	Bioforma					
<i>Acacia gilliesii</i>	arbusto	8.8	7.7	9.3	1.1	3.3
<i>Aloysia gratissima</i>	arbusto	0.0	0.1	0.7	0.2	4.2
<i>Aristida mendocina</i>	arbusto	0.0	0.0	0.7	2.5	0.2
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	árbol	11.0	17.0	2.6	1.1	3.3
<i>Bouteloua aristoides</i>	gramínea	0.0	0.0	1.2	5.5	1.6
<i>Bromelia urbaniana</i>	suculenta	5.2	0.0	0.0	0.5	0.0
<i>Capparis atamisquea</i>	arbusto	2.6	6.0	0.3	0.0	0.0
<i>Celtis erhenbergiana</i>	arbusto	8.0	8.5	1.0	1.6	13.7
<i>Cercidium praecox</i>	árbol	2.1	0.4	0.3	0.9	1.8
<i>Condalia microphylla</i>	arbusto	3.9	1.4	0.3	0.4	0.2
<i>Cordobia argentea</i>	enredadera	1.0	6.3	5.5	0.3	0.3
<i>Geoffroea decorticans</i>	árbol	1.2	3.1	0.5	0.2	0.0
<i>Gouinia paraguayensis</i>	gramínea	0.8	1.4	3.2	0.6	0.2
<i>Justicia squarrosa</i>	latifoliada herbácea	0.4	4.9	3.5	0.0	1.4
<i>Larrea divaricata</i>	arbusto	8.5	10.1	17.0	33.6	20.1
<i>Mimozyanthus carinatus</i>	arbusto	15.3	9.9	15.0	3.9	4.7
<i>Moya spinosa</i>	arbusto	4.6	1.2	0.7	0.5	0.3
<i>Neobouteloua lophostachia</i>	gramínea	0.0	1.2	1.8	1.5	0.6
<i>Opuntia sulphurea</i>	cactácea	0.1	0.0	0.8	1.9	0.1
<i>Pappohorum caespitosum</i>	gramínea	0.7	2.2	2.6	1.4	0.8
<i>Portulaca oleraceae</i>	suculenta	0.0	0.1	0.3	1.8	3.5
<i>Prosopis flexuosa</i>	árbol	3.4	2.2	4.4	9.9	8.0
<i>Selaginella sellowii</i>	helecho	0.2	0.8	6.4	11.4	0.0
<i>Setaria pampeana</i>	gramínea	2.1	3.5	1.6	0.8	1.9
<i>Tephrocactus articulatus</i>	cactácea	0.0	0.0	0.0	2.4	0.0
<i>Trichloris crinita</i>	gramínea	1.3	2.8	6.6	0.7	1.0
<i>Tricomaria usillo</i>	arbusto	7.8	0.3	0.0	0.0	0.0

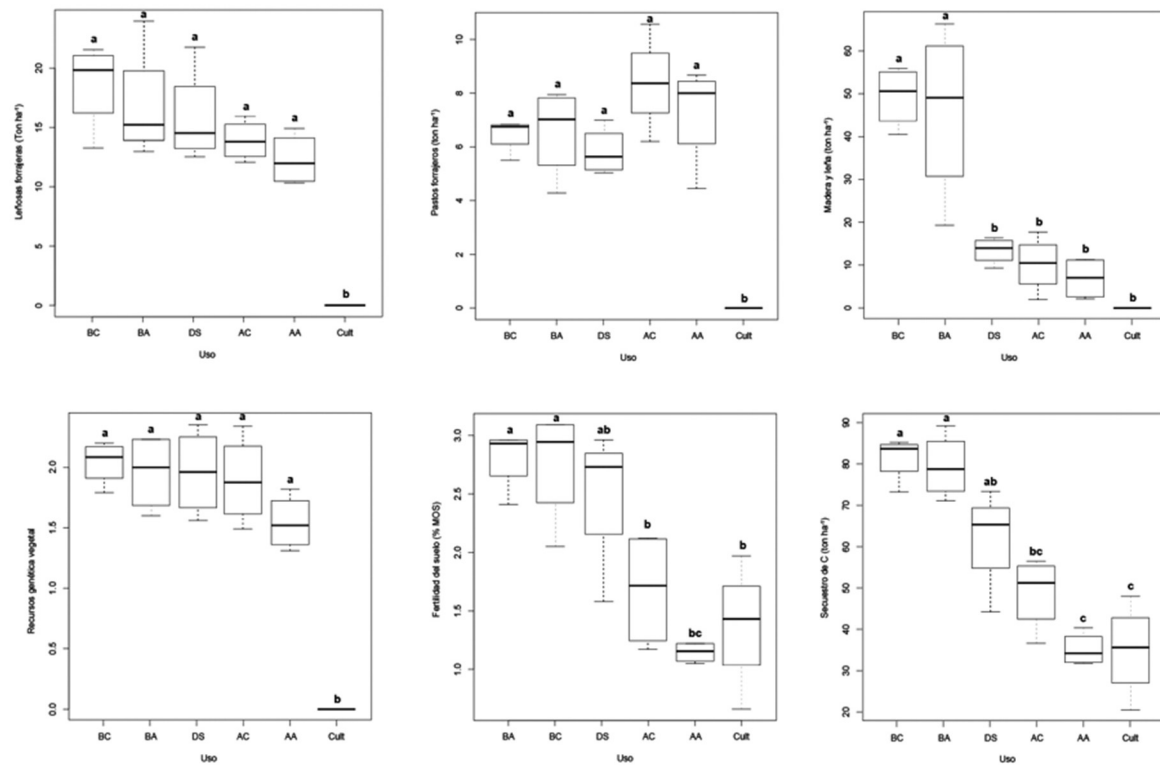


Figura 1. Análisis de diferencia de medias para los servicios ecosistémicos (SE) medidos en los tipos de vegetación asociados a distintos usos de la tierra en el Chaco seco de Córdoba (Argentina). Letras distintas representan diferencias significativas entre las comunidades vegetales para cada SE cuantificado (Test Tukey HSD, $p \leq 0.05$).

Figure 1. Mean difference analysis for the quantified ecosystem services (ES) in the selected plant communities associated with different land uses in dry Chaco of Córdoba (Argentina) ($n = 4$). Different letters represent significant differences between plant communities for each ES quantified (Tukey HSD test, $p \leq 0.05$).